

Diversidad y composición de Chiropteros en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua

Arnulfo Medina¹, Celia Harvey², Dalia Sánchez¹, Sergio Vilchez¹ y Blas Hernández¹

EN ESTA INVESTIGACIÓN, SE CARACTERIZA LA ABUNDANCIA, RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE MURCIÉLAGOS en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua, comparando los ensamblajes taxonómicos de murciélagos en diferentes tipos de cobertura arbórea: bosque secundario, bosque ripario, charral, cerca viva, potrero con alta cobertura de árboles y potrero con baja cobertura. Se capturaron 2299 individuos de 24 especies, con un esfuerzo de captura de 4608 horas-red total. Se hallaron diferencias significativas entre los diferentes tipos de cobertura en cuanto a la abundancia, riqueza y diversidad, presentando el bosque ripario y las cercas vivas el mayor número de especies, con una mayor abundancia en los bosques riparios. La diversidad H' de Shannon & Wiener fue mayor en los bosques riparios, charrales y cercas vivas que en los bosques secundarios y potreros; y se encontró baja similitud en la composición de especies de murciélagos entre tipos de cobertura. En base a lo anterior, también se discuten características de la comunidad general del paisaje, y algunas relaciones entre los hábitats y las especies.

Introducción

Uno de los problemas ambientales que han suscitado mayor interés mundial en los últimos años, es la pérdida de biodiversidad como consecuencia de las actividades humanas, ya sea de manera directa (sobreexplotación) o indirecta (alteración del hábitat) (Moreno, 2001). Existen algunos análisis que muestran claramente cómo el número de especies (diversidad) disminuye al reducirse o fragmentarse el área, a consecuencia de procesos a través de los cuales, los remanentes del bosque original, de tamaños y formas variables, quedan inmersos en una matriz de hábitats transformados (Cattan, 2002).

Esta reducción de los hábitats naturales afecta directamente a las especies que necesitan un hábitat continuo de gran tamaño. Esta circunstancia incrementa el riesgo de extinción, principalmente de especies susceptibles a alteraciones del hábitat. Esta pérdida de biodi-

¹ Fundación Cocibolca-Nicaragua

² CATIE, Costa Rica.

versidad puede evaluarse mediante el uso de grupos taxonómicos indicadores, que son una variable importante en el estudio del estado de conservación de los ecosistemas (Noss, 1989).

El orden Chiróptera se constituye como uno de los grupos más importantes en la evaluación del impacto de la fragmentación sobre la diversidad del paisaje, ya que son un grupo abundante, diverso y fácil de muestrear (Medellín *et al.*, 2000) y constituye entre un 40 – 50% de los mamíferos de los bosques tropicales (Estrada, 1993). En la actualidad, más de 900 especies de murciélagos son conocidas por la ciencia, de las cuales, 282 viven en la América Tropical. De éstas, 87 especies están debidamente reconocidas en Nicaragua (Martínez-Sánchez *et al.*, 2000) lo que significa el 49.5% de los mamíferos reportados en el país.

Laval & Bernal (2002) indican que, en el bosque seco de Centroamérica, tan sólo prevalece el 2% del bosque original, y sugieren la importancia de proteger los parches remanentes para la conservación de la diversidad de murciélagos, pues en él permanecen 92 especies, 15 de las cuales son endémicas de este tipo de bosque.

Estudios realizados en la Guyana Francesa, muestran como el impacto de la deforestación ha disminuido la riqueza de las especies de murciélagos del bosque primario de 75 a 48, (principalmente filostóminos de bosque maduro). Sin embargo, el efecto de la fragmentación del bosque sobre la diversidad de las comunidades de murciélagos ha sido poco estudiado en el bosque seco de Centroamérica y no se ha medido este efecto (Brosset *et al.*, 1996).

En Nicaragua, grandes áreas de bosque seco nativo han sido fragmentadas en parches pequeños, aislados y rodeados por zonas intervenidas (Meyrat, 2001), algunas de las cuales podrían mostrarse “hostiles” a los murciélagos del bosque. Sin embargo, la escasa información sobre la cuantificación de la diversidad de los murciélagos en Nicaragua, no provee una base para establecer los ensamblajes taxonómicos que aún se mantienen en estos paisajes alterados por acciones antropogénicas; en consecuencia, la descripción del patrón de diversidad sobre las comunidades de murciélagos en áreas fragmentadas del país, será de gran importancia en el planteamiento de las actividades de conservación en este tipo de paisajes.

Metodología

Muestreo

El estudio se realizó en un paisaje ganadero en el municipio de Belén, Rivas, Nicaragua. Se estudiaron los murciélagos en seis tipos de hábitats: bosque secundario, bosque ripario, charral, cerca viva, potrero de alta y de baja cobertura arbórea, con ocho réplicas por hábitat. La descripción detallada de la zona de estudio y los tipos de hábitat se encuentran en Sánchez *et al.*, en este volumen

En cada una de las réplicas no lineales (bosque secundario, charral y potreros), se estableció una parcela de una ha (100m X 100 m). Dentro de esta parcela, se midió un radio de 55m, a partir del cual se ubicaron ocho redes de niebla (12 x 2.5m y 1 - _ de apertura de malla) en disposición circular en los extremos norte, noroeste, sur, suroeste, este, noreste, sureste y oeste del círculo (ilustración 1). En los tipos de cobertura lineales de bosques riparios y cercas vivas, las redes se colocaron en línea a una distancia de 50 metros entre ellas (ilustración 2). Las redes permanecieron abiertas desde las 18:00 hasta las 24:00 horas durante dos noches en cada parcela, para un total de 96 horas-red por parcela y 768 horas-red por hábitat.

Los murciélagos capturados en las redes de niebla fueron removidos y colocados en bolsas de manta para ser transportados hasta el sitio de procesamiento. Para la identificación de los murciélagos, se utilizaron las claves dicotómicas para los murciélagos de Costa Rica, de Timm *et al.*, (1999), y la guía ilustrada de campo para los mamíferos del norte de México y Centroamérica, de Reid (1997). Para cada individuo capturado, se registró el peso (gramos), sexo (macho/hembra), longitud de antebrazo (milímetros), y edad (adulto/juvenil); así como la presencia o ausencia de parásitos y observaciones generales (estado reproductivo, evidencia de lactación, etc.). Se marcó a cada individuo capturado con un pequeño corte de pelo en la cabeza para identificarlo en capturas sucesivas y evitar reconteos.

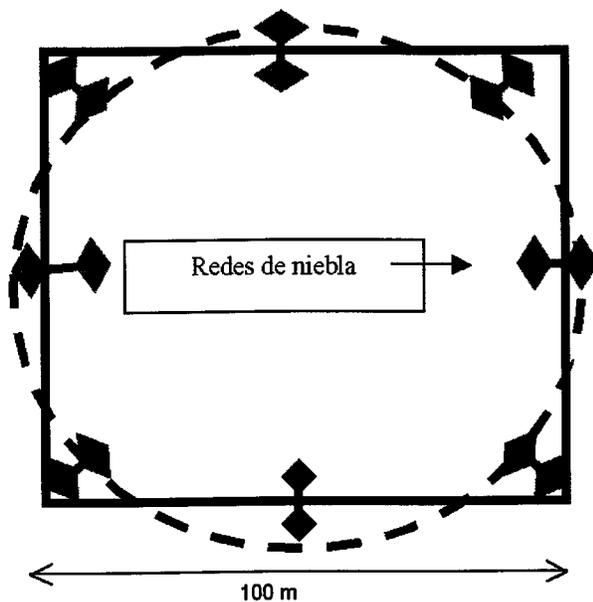


Ilustración 1. Parcela de muestreo de una ha (100m x 100m) con la ubicación de las ocho redes, para los hábitats bosque secundario, charral y potrero.

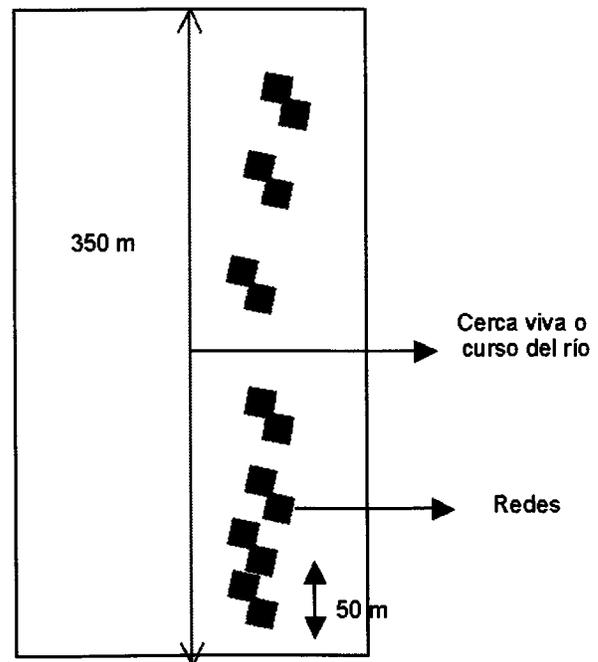


Ilustración 2. Parcela de muestreo para hábitat lineales (bosques riparios y cercas vivas).

Análisis de datos

Para cada una de las 48 parcelas, se contabilizaron el número de especies e individuos totales capturados y se calcularon los índices de diversidad de Shannon & Weaver (H'), Margaleff (M), Simpson (S) y Equitatividad (E), utilizando el programa DIVERS (FRANJA, 1993). Para cada parcela, se calculó el número de especies e individuos de cada gremio alimenticio (frugívoros, nectarívoros, hematófagos, carnívoros e insectívoros), y de cada gremio según su uso de hábitat (especies de áreas cerradas, de áreas abiertas y generalistas). La definición de gremios y uso de hábitat se basó en la distribución e historia natural de las especies, descritas en los siguientes textos: *La guía ilustrada de los Murciélagos de Costa Rica* de LaVal & Bernal (2002); *Guía de campo de los mamíferos de los bosques húmedos de América Tropical*, de Emmons (1999); *Guía ilustrada de campo para los mamíferos del norte de México y Centroamérica*, de Reid (1997) e *Historia Natural de Costa Rica* de Janzen (1988).

Para determinar diferencias en el promedio de la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos entre los tipos de cobertura, se realizaron análisis de varianza y prueba de comparación de medias de Duncan, con hábitat como tratamientos y M, S, H, y E como variables respuestas. Antes de aplicar las ANOVA, se revisó la normalidad de los datos utilizando Kolmogorov – Smirnov & Shapiro – Wilk (SAS Institute Inc. 1999, versión 8). También se realizó un análisis de varianza no paramétrico (Kruskal Wallis), para ver si había diferencias entre los tipos de cobertura, de acuerdo a los gremios alimenticios y uso de hábitat.

Se comparó la composición de las especies encontradas en cada tipo de cobertura mediante el coeficiente de similaridad de Jaccard. Además, se analizó la curva de acumulación de especies y los gráficos de rango de abundancias a nivel de cada tipo de cobertura para visualizar diferencias en las especies dominantes.

Resultados

Información general

Se capturó un total de 2299 individuos de 24 especies (Anexo 1), para un esfuerzo de muestreo total de 5376 horas-red y una diversidad total $H' = 1.99$ (Equitatividad, $E = 0.627$). El total de especies capturadas en el paisaje de Rivas, representa entre un 23.5% y un 27.5% del total de las especies reportadas en el país (Gillespie, *et al.*, 2001; Martínez-Sánchez, *et al.*, 2000). Igualmente, representan un 28% del total de las especies esperadas para el Pacífico de Nicaragua (Gillespie *et al.*, 2001).

El hábitat con mayor abundancia de murciélagos fue el bosque ripario (BR) con 33.5% de los individuos, seguido de las cercas vivas (CV) con 19.1%; los charrales (CH) con 12.3%; potreros de alta cobertura (PAC) con 12.9%; los bosques secundarios (BS) con 12.6% y los potreros de baja cobertura (PBC) 9.6% (cuadro 1).

Cuadro 1. Abundancias y riquezas totales por hábitat

	HÁBITAT						Total
	BS	BR	CH	CV	PAC	PBC	
# total	290	770	283	440	296	220	2299
# especies	14	19	14	18	15	14	24

Del total de los individuos capturados, el 81.5 % pertenecen a cinco especies: *Artibeus jamaicensis* (929 individuos), *A. lituratus* (296), *Carollia perspicillata* (255), *Glossophaga soricina* (251) y *Sturnira lilium* (142). En cambio, seis especies fueron muy poco comunes, con sólo un individuo capturado durante todo el muestreo: *Chrotopterus auritus*, *Chiroderma villosum*, *Micronycteris hirsuta*, *Myotis nigricans*, *Natalus stramineus*, y *Saccopteryx leptura*.

Del total de especies registradas, 11 fueron capturadas en todos los tipos de cobertura: *Artibeus jamaicensis*, *A. Intermedius*, *A. Lituratus*, *A. phaeotis*, *A. Watsoni*, *Carollia perspicillata*, *C. subrufa*, *Desmodus rotundus*, *Glossophaga soricina*, *Phyllostomus discolor*, y *Sturnira lilium*.

En cuanto a los gremios alimenticios, el 83.2% de los individuos capturados fueron frugívoros, seguido de los nectarívoros (11.7%), hematófagos (4.2%), insectívoros (0.65%) y los carnívoros con un 0.27% (Cuadro 2). De igual manera, se obtuvieron índices de diversidad, equitatividad y riqueza de especies en las que los insectívoros y frugívoros obtienen los mayores valores de diversidad (H'), equitatividad (E), y riqueza de especie (Mg), obteniendo los nectarívoros los valores menores.

Cuadro 2. Abundancia, riqueza de especie, índices de diversidad y equitatividad de los diferentes gremios alimenticios

Gremios	No. Indiv	No. Spp.	I. Shannon	Equitatividad	I. Margalef
Carnívoros	6	2	0.45	0.65	0.558
Frugívoros	1912	12	1.642	0.661	1.455
Hematófagos	96	1			
Insectívoros	15	7	1.748	0.898	2.215
Nectarívoros	270	2	0.254	0.367	0.178

Las especies capturadas son comunes en hábitats fragmentados; sin embargo, especies como *Micronycteris hirsuta*, *Saccopterix leptura*, *Rhogeessa tumida*, *Natalus stramineus* y *Crothopterus auritus* parecen preferir hábitats con la suficiente cobertura vegetal que les provea de refugio y alimento, ya que el 71% de los individuos capturados de estas especies fueron encontradas únicamente en los hábitats boscosos (bosque ripario y bosque secundario).

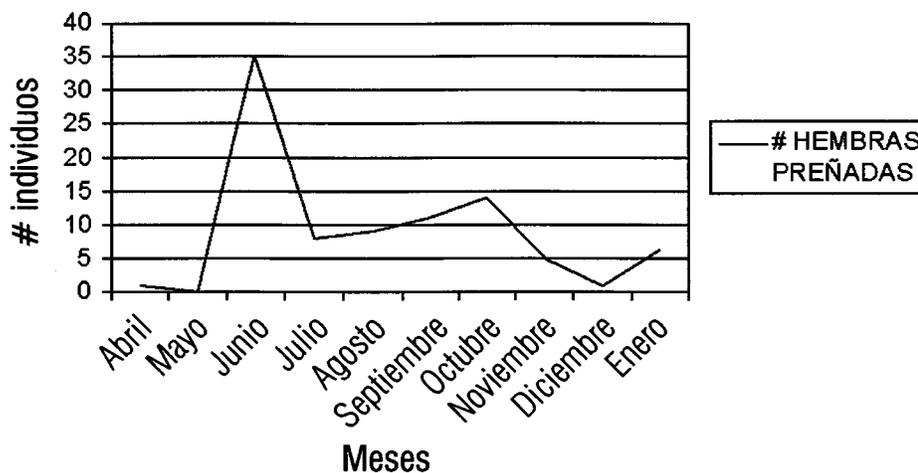


Ilustración 3. Principales picos de preñez durante el tiempo de muestreo.

En cuanto al parasitismo, el 47% de los individuos presentaba ectoparásitos. El gremio alimenticio con mayor porcentaje de parasitismo fue el hematófago, con un 83% de infestación, y los nectarívoros, con el menor porcentaje (38.5%).

Las especies capturadas también fueron agrupadas de acuerdo a las áreas en que se distribuyen generalmente o se les encuentra (áreas abiertas, áreas cerradas y generalistas), siendo las especies generalistas las que obtuvieron la mayor riqueza de especies (58%) y abundancia (84%); sin embargo, aunque las especies típicas de áreas cerradas representan un 1/3 de las especies totales (8 Spp.), sólo significan un 1% del total de individuos capturados, y las especies típicas de áreas abiertas representaron un 8% del total de especies (2 spp.), y representan al 15% del total de individuos. (Cuadro 3)

Cuadro 3. Riqueza de especies y número de individuos por gremio según su uso de hábitat.

Gremios	No. Spp.	No. Indiv
Áreas abiertas	2	352
Áreas cerradas	8	19
Generalistas	14	1928

Comparaciones entre tipos de cobertura

Hubo diferencias en el promedio de la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos entre los seis tipos de cobertura (cuadros 4 y 5).

30

Cuadro 4. Promedios por hábitat de los índices de diversidad, riqueza de especie, equitatividad y abundancia. Letras similares en la misma fila indican diferencias entre tipos de cobertura (Duncan, $P < 0.05$).

VARIABLE	BS	BR	CH	CV	PAC	PBC
S promedio	6.37 B	9.75 A	7.62 AB	9.50 A	7.25 AB	5.25 B
N promedio	36.25 B	96.25 A	35.37 B	55 B	37 B	27.50 B
H promedio	1.44 AB	1.75 A	1.61 A	1.70 A	1.42 AB	1.23 B
E promedio	0.81 A	0.78 A	0.84 A	0.76 A	0.80 A	0.79 A
M promedio	1.55 BC	2.01 AB	1.96 AB	2.19 A	1.84 ABC	1.34 C
S promedio	0.30 AB	0.22 AB	0.20 B	0.23 AB	0.25 AB	0.32 A

S = Riqueza de especies
E = Equitatividad

N = Número de individuos
Mg = I. Margalef

H' = I. Shannon – Weaver
Sm = I. Simpson

Cuadro 5. Resumen del análisis de varianza

VARIABLE	PRUEBA	F/Test estadistic	P>	gl
# ESPECIE	Anova	3.4	0.0115	5,42
# INDIVID	Anova	4.62	0.0019	5,42
H	Anova	3.15	0.0166	5,42
E	Anova	0.53	0.7493	5,42
M	Anova	3.18	0.016	5,42
S	Anova	1.65	0.1683	5,42

El número de las especies de murciélagos fue mayor en los bosques riparios y las cercas vivas que en los bosques secundarios y potreros con baja cobertura; los charrales y potreros fueron intermedios en su riqueza (y no difirieron estadísticamente con los demás hábitats).

Según el índice de Margalef (M), el hábitat que presentó mayor riqueza de especies fue la cerca viva (A), seguido por el bosque ripario y charral (BA), el potrero de alta cobertura (BAC), y el bosque secundario (BC); el hábitat con menores valores fue el potrero de baja cobertura (C) el cual, según Duncan, difiere en el promedio al resto de los demás hábitats.

El promedio del índice de diversidad de Shannon (H') también difiere entre los tipos de cobertura. Los bosques riparios, las cercas vivas y los charrales tuvieron, significativamente, mayores valores de H' que el potrero de baja cobertura. Los bosques secundarios y potreros de alta cobertura tuvieron índices de diversidad intermedia e indistinguible de los demás hábitats. En cambio, el promedio del índice de equitatividad (E) no fue diferente entre los tipos de cobertura, presentando valores de equitatividad alrededor de 76-81%.

La curva de acumulación de especies en los diferentes tipos de cobertura, muestra que el patrón del número de especies esperado es similar entre los bosques riparios y cercas vivas y en los demás hábitats. Sin embargo, debido a la tendencia de las curvas, se esperaría aún encontrar especies en los charrales y potreros con alta y baja cobertura (Ilustración. 4).

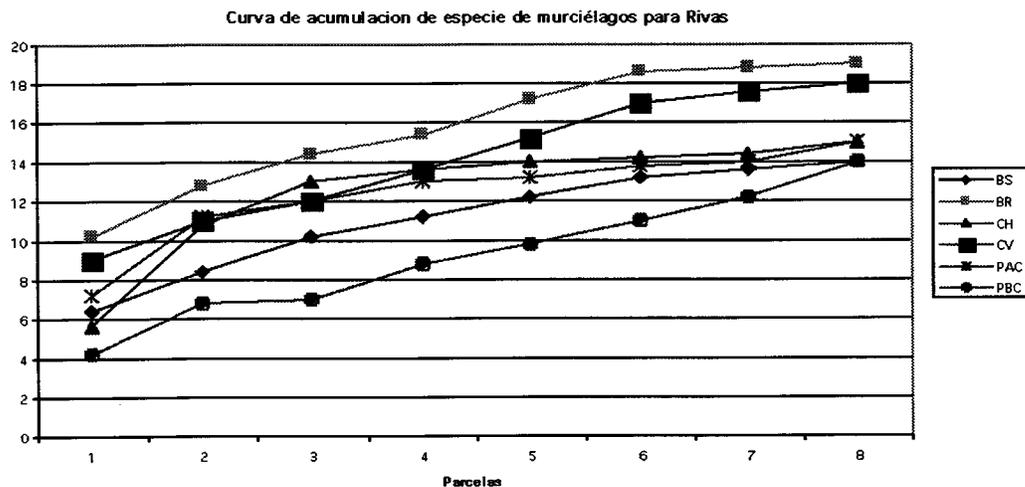
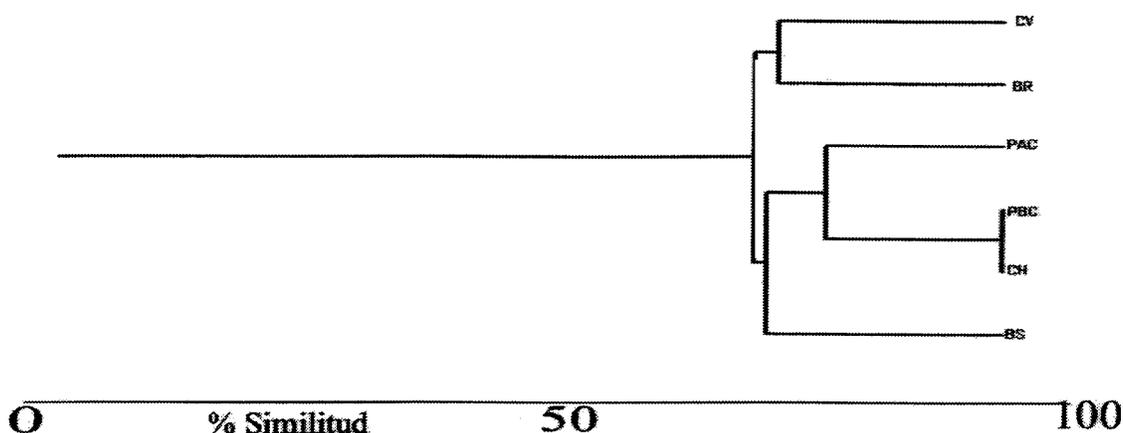


Ilustración 4. Representación gráfica del número de especies acumuladas con respecto al número de réplicas por hábitat a lo largo del período de muestreo.

Según el índice de similaridad de Jaccard, los tipos de cobertura más similares fueron los charrales y el potrero de baja cobertura con un 93.3% de similaridad en composición de especies, seguido de los potreros de alta y de baja cobertura con un 81% (Cuadro 6). El bosque secundario fue más similar al potrero de baja cobertura; y el bosque ripario fue más similar a las cercas vivas (76.1 %). Los hábitats menos similares fueron los bosques secundarios, al relacionarlos con las cercas vivas (52.3 %) y los bosques riparios (57.1 %).

Según la composición de especies, los tipos de cobertura fueron agrupados en tres grupos: 1) las cercas vivas y bosques riparios; 2) los potreros con alta cobertura, los potreros con baja cobertura y los charrales, y 3) los bosques secundarios (ilustración 5).

Ilustración 5. Cluster de similaridad para murciélagos de Rivas, Nicaragua.



Cuadro 6. Porcentajes de similaridad entre hábitats (Índice de Jaccard)

Similarity Matrix	BS	BR	CH	CV	PAC	PBC
BS	*	57.1	70.5	52.3	61.1	75
BR	*	*	61.9	76.1	70	65
CH	*	*	*	65	76.4	93.3
CV	*	*	*	*	73.6	68.4
PAC	*	*	*	*	*	81.25
PBC	*	*	*	*	*	*

En cada uno de los hábitats, también se agruparon las especies por gremio alimenticio, obteniendo para cada gremio su riqueza de especie y número de individuos por hábitat (cuadro 7).

Cuadro 7. Número de especies e individuos de los diferentes gremios alimenticios en los hábitats estudiados.

GREMIOS	HÁBITAT					
	BS	BR	CH	CV	PAC	PBC
ESCAR	0	2	0	1	1	0
INCAR	0	2	0	3	1	0
ESFRU	9	11	11	11	11	10
INFRU	238	621	235	369	259	190
ESHEM	1	1	1	1	1	1
INHEM	6	38	12	21	13	6
ESINS	3	3	1	3	0	1
ININS	5	5	1	3	0	1
ESNEC	1	2	2	2	2	2
INNEC	41	104	35	44	23	23

ESCAR = Especies carnívoras

INCAR = Individuos carnívoros

ESNEC = Especies nectarívoras

INNEC = Individuos nectarívoros

ESFRU = Especies frugívoras

INFRU = Individuos frugívoros

ESHEM = Especies hematófagas

INHEM = Individuos hematófagos

De igual manera, también se compararon estadísticamente los diferentes gremios alimenticios de acuerdo al promedio del número de especies y abundancias por hábitat; también se presenta el resumen de las pruebas estadísticas ($P < 0.05$). (cuadro 8).

Cuadro 8. Promedios de los gremios que fueron estadísticamente significantes. Letras similares en la misma fila indican diferencias entre hábitats (Duncan, $P < 0.05$).

GREM IO	BS	BR	CH	CV	PAC	PBC	PRUEB A	F/Test estat.	P>
ESCAR	0	0.25	0	0.25	0.13	0	kruskal W.	1.2	0.3908
INCAR	0	0.25	0	0.38	0.13	0	kruskal W.	1.23	0.3762
ESFRU	4.5 B	7.13 A	5.63 AB	6.75 A	5.50 AB	3.88 B	kruskal W.	11.84	0.0325
INFRU	29.75	77.63	29.38	46.13	32.38	23.75	kruskal W.	10.99	0.0513
ESHEM*									
INHEM	0.75 C	4.75 A	1.50 BC	2.63 AB	1.63 ABC	0.75 C	kruskal W.	15.9	0.0051
ESINS	0.50	0.50	0.13	0.38	0	0.13	kruskal W.	3.9	0.201
ININS	0.62	0.63	0.13	0.30	0	0.13	kruskal W.	4.13	0.1756
ESNEC	1.00	1.00	1.13	1.13	0.88	0.88	kruskal W.	1.07	0.8916
INNEC	5.13	13.00	4.38	5.5	2.88	2.88	kruskal W.	9.13	0.101

* No se sometió a análisis estadístico debido a que sólo se capturó una especie, la cual estuvo presente en todos los tipos de hábitat.

Los resultados estadísticos señalaron diferencias significativas entre los hábitats al compararse las especies frugívoras y los individuos hematófagos ($P < 0.05$). En cuanto a las especies frugívoras, se agruparon en tres conjuntos, siendo los bosques riparios y las cercas vivas los hábitats con mayores valores (A), seguidos de un conjunto intermedio compuesto por los charrales y los potreros de alta cobertura arbórea (AB) y, con menores valores, estuvieron el bosque secundario y el potrero de baja cobertura los cuales, según Duncan, difieren estadísticamente del resto de los hábitats (B). La especie hematófaga también obtuvo diferencias estadísticas al comparar sus abundancias entre los diferentes hábitats, siendo el bosque ripario el hábitat con mayores valores (A); seguido por un grupo intermedio compuesto por las cercas vivas (AB); el charral (BC); y el potrero de baja cobertura (ABC); y con menores valores, el bosque secundario y el potrero de baja cobertura (C) los cuales difieren del resto de los hábitats.

Los tipos de cobertura también fueron agrupados según el uso de hábitat de las diferentes especies capturadas. Para cada hábitat, se obtuvieron riquezas de especies y abundancias por gremio (cuadro 9).

Cuadro 9. Número de especies e individuos en los diferentes gremios por hábitat muestreado.

GREMIO	BS	BR	CH	CV	PAC	PBC	PRUEBA	F/Test estat.	P>
ESCAR	0	0.25	0	0.25	0.13	0	<u>kruskal</u> W.	1.2	0.3908
INCAR	0	0.25	0	0.38	0.13	0	<u>kruskal</u> W.	1.23	0.3762
ESFRU	4.5 B	7.13 A	5.63 AB	6.75 A	5.50 AB	3.88 B	<u>kruskal</u> W.	11.84	0.0325
INFRU	29.75	77.63	29.38	46.13	32.38	23.75	<u>kruskal</u> W.	10.99	0.0513
ESHEM*									
INHEM	0.75 C	4.75 A	1.50 BC	2.63 AB	1.63 ABC	0.75 C	<u>kruskal</u> W.	15.9	0.0051
ESINS	0.50	0.50	0.13	0.38	0	0.13	<u>kruskal</u> W.	3.9	0.201
ININS	0.62	0.63	0.13	0.30	0	0.13	<u>kruskal</u> W.	4.13	0.1756
ESNEC	1.00	1.00	1.13	1.13	0.88	0.88	<u>kruskal</u> W.	1.07	0.8916
INNEC	5.13	13.00	4.38	5.5	2.88	2.88	<u>kruskal</u> W.	9.13	0.101

Spp. AA = Especies de áreas abiertas;
Spp. Gen = Especies generalistas;
Ind. AC = Individuos de áreas cerradas;

Ind. AA = Individuos de áreas abiertas;
Spp. AC = Especies de áreas cerradas;
Ind. Gen = Individuos generalistas

También se compararon los diferentes hábitats muestreados, tomando en cuenta los gremios según su uso del hábitat ($F, (5,47) = P > 0.05$) (Cuadro 10).

Cuadro 10. Comparación de los diferentes hábitats muestreados de acuerdo a los gremios, según la preferencia de hábitat. Letras similares en la misma fila indican diferencias entre los tipos de cobertura. ($P < 0.05$)

GREMIO	BS	BR	CH	CV	PAC	PBC	PRUEBA	F/Test estat.	P>	gl
Spp. AA*										
Indiv. AA	5.00 BC	21.63 A	5.00 BC	7.88 AB	3.25 BC	1.13 C	kruskal W	23.79	0.0002	5,47
Spp. AC	0.25 AB	1.00 A	0.00 B	0.63 AB	0.13 B	0.00 B	kruskal W	10.87	0.0028	5,47
Indiv. AC	0.38 AB	1.13 A	0.00 B	0.75 AB	0.13 B	0.00 B	kruskal W	10.43	0.0041	5,47
Spp. Gen	P>0.05						kruskal W	7.24	0.1902	5,47
Indiv. Gen	P>0.05						kruskal W	9.42	0.093	5,47

* No se sometió a análisis estadístico debido a que sólo se capturaron dos especies, las cuales estuvieron presentes en todos los tipos de cobertura.

De acuerdo a los datos anteriores, las dos especies típicas de áreas abiertas fueron capturadas en todos los hábitats muestreados, pero las mayores capturas de individuos fueron encontradas en el bosque ripario, siendo el potrero de baja cobertura el de menor abundancia. Los resultados señalaron diferencias significativas entre los hábitats cuando se compararon los individuos típicos de áreas abiertas; estos se agruparon en cuatro grupos, siendo el bosque ripario el hábitat con mayores valores (A), y cercas vivas (AB), seguido de un grupo intermedio compuesto por los charrales y potreros de alta cobertura (BC), y con menores valores estuvo el potrero de baja cobertura el cual, según Duncan, difiere estadísticamente del resto de los demás hábitats (C).

Igualmente, tanto las especies como el número de individuos típicos de áreas cerradas presentaron diferencias estadísticas, siendo el bosque ripario el que obtuvo los mayores valores en las comparaciones (A), seguido de un grupo intermedio, integrado por las cercas vivas y el bosque secundario (AB); y con menores valores, el grupo compuesto por los charrales y los potreros de alta y de baja cobertura (B). Para los individuos y especies del gremio de los generalistas, no hubo diferencias en los diferentes hábitats.

Discusión

Caracterización de la comunidad de murciélagos

Se considera que la diversidad de murciélagos obtenida en el paisaje de Rivas es baja (pocas especies con altas abundancias y muchas con pocos individuos). Se determina que algunas especies típicas de áreas fragmentadas (principalmente de la Subfamilia Stenodermatinae), presentan altas abundancias relativas en la zona. Estas altas abundancias se deben a que estas especies se adaptan con facilidad a áreas alteradas y poseen dietas amplias, siendo especies con requerimientos generalizados de hábitat como, por ejemplo, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Carollia perspicillata*, etc. Según Laval & Bernal (2002), estas especies no sólo se alimentan de una gran variedad de frutos comunes en paisajes alterados, sino que pueden completar su dieta con néctar, polen e insectos. Por otro lado, el gremio con menor representación en número de individuos fue el de los carnívoros, porque ocupa el nivel más alto en la pirámide trófica de los murciélagos, lo cual los hace menos comunes y su tasa de reproducción es de un parto al año (Laval & Bernal, 2002). Al parecer, este gremio es el más afectado en la zona.

Pero, a pesar de que la mayoría de los murciélagos neotropicales pertenecen al gremio de los insectívoros (Morton 1989), éstos fueron poco abundantes durante el muestreo. Según Morton (1989), los insectívoros poseen un sistema de sonar bien desarrollado para atrapar sus presas en el aire, con lo cual podrían detectar fácilmente las redes de niebla; además, prefieren los niveles medios del bosque y el dosel para movilizarse y alimentarse (Reid, 1997). Sin embargo, fueron los insectívoros los que presentaron los mayores valores de diversidad (H') y equitatividad, lo cual nos indica que existe una buena relación en cuanto a la abundancia respecto al número de especies. También es importante mencionar que la mayoría de los insectívoros fueron capturados a comienzos de la época lluviosa, lo cual coincide con Janzen (1991), quien menciona que las densidades de insectos están en su punto más alto a comienzos de esta época.

La especie hematófaga (*Desmodus rotundus*), considerada plaga en la zona, obtuvo altos niveles de abundancia debido a que el paisaje es una zona ganadera, lo que aumenta la disponibilidad de alimento; sin embargo, el mal manejo en el control de ésta especie, extermina una gran cantidad de murciélagos beneficiosos, ya que los finqueros frecuentemente no distinguen al vampiro de las otras especies de murciélagos y, usualmente, exterminan colonias de frugívoros, nectarívoros o insectívoros. Igualmente, en los hematófagos se encontró el más alto nivel de exoparásitos, lo que presumiblemente se deba a una relación con los parásitos de las especies animales de las cuales se alimenta (ganado bovino, cabras, caballos, cerdos, etc.), principalmente de ácaros (garrapatas) y hemípteros (piojos), muy comunes en los especímenes registrados. Al contrario, los nectarívoros presentaron los más bajos niveles de parasitismo, debido quizás también a sus hábitos alimenticios, ya que suponemos que las flores podrían hospedar mínimas abundancias de parásitos que ataquen a los mamíferos (en comparación con los animales de corral).

Por otro lado, la gravidez en las hembras capturadas presentó dos picos: al comienzo de la época lluviosa (junio-agosto), y en la época de mayor precipitación (octubre-noviembre), lo cual coincide con la mayoría de los murciélagos frugívoros y nectarívoros o stenoderminos, ya que según Laval & Bernal (2002), éstos exhiben un modelo bimodal de preñez, con un nacimiento al final de la época seca y otro a mediados de la época lluviosa. De manera que gran parte de la abundancia podría ser el resultado de muchas especies que están adaptadas para alimentarse de frutos, polen y néctar. Fleming *et al.*, (1972) indica que los ciclos reproductivos de los murciélagos neotropicales están adaptados de tal manera, que las progenes nacen en las épocas del año en que hay una mayor producción de alimento.

Las especies que se adaptan a diferentes tipos de cobertura, conforman los gremios de especies generalistas y de áreas abiertas, y concentran el grupo más abundante en la muestra, con un 99% de los individuos capturados; esto indica la escasa abundancia de individuos especialistas típicos de áreas cerradas en el paisaje. Sin embargo, las especies típicas de áreas cerradas representan un tercio de las especies, lo cual demuestra que aún quedan especies típicas del bosque original, como por ejemplo, *Crothopterus auritus*, *Micronycteris hirsuta*, *Natalus stramineus*, etc. Pero sus abundancias o número de individuos se han visto reducidos en el área, quizás por falta de hábitat adecuado; esto también se demuestra con el hecho de que el 95% de los individuos típicos de áreas cerradas fueron capturados en los hábitats de bosques riparios, bosques secundarios y cercas vivas. Según Medellín *et al.* (2000), las especies generalistas tienden a ocupar con éxito áreas muy alteradas, de crecimiento secundario y marginales; en contraste, las especies especialistas son escasas en áreas modificadas y algunas podrían estar verdaderamente en peligro en estas zonas intervenidas.

De tal manera que la deforestación y fragmentación de los hábitats boscosos afecta principalmente a las poblaciones de murciélagos especialistas; sin embargo, facilita la expansión de hábitats intervenidos, que parecen propiciar las abundancias de unas pocas especies aptas para este tipo de paisajes. Esto, inevitablemente, conlleva a una pérdida de biodiversidad en la zona; por lo que presumimos que muchas poblaciones de murciélagos han disminuido considerablemente durante los últimos años en el paisaje y, de hecho, suponemos que muchas especies ya han desaparecido y otras están en peligro de extinción, no sólo por la fragmentación y desaparición progresiva de los hábitats naturales, sino también por el exterminio directo a consecuencia de su baja tasa reproductiva y de la mala información que manejan los finqueros.

Comparación entre tipos de cobertura

Los bosques riparios y las cercas vivas fueron los hábitats con mayor número de especies y una mayor abundancia de individuos; en el caso de los bosques riparios, presentan una importante disponibilidad de alimento, refugio y un oportuno recurso agua en las estaciones secas. En lo que concierne a este hábitat, se considera que la mayoría de las capturas representan a poblaciones residentes, ya que la disponibilidad de refugio es considerable en éste hábitat.

Las cercas vivas podrían estar funcionando como corredores para muchas especies de murciélagos al trasladarse de sus sitios de descanso a sus comederos. Además, están rodeadas de una gran variedad de hábitats (charrales, bosques riparios, potreros y jardines), lo cual podría estar influyendo tanto en su riqueza de especie como en sus abundancias, debido al efecto de borde. Estrada *et al.* (1993), menciona la importancia de las cercas vivas como mecanismo para la conservación de los murciélagos en paisajes fragmentados, ya que interconecta los parches remanentes de bosque, reduciendo el aislamiento entre ellos. Además, son una importante fuente de frutos cuando los recursos alimenticios son escasos en el bosque.

Contrario a lo anterior, el potrero de baja cobertura presentó el menor número de especies y abundancias, debido al arreglo espacial que presentan (pocos árboles con alta disociación entre ellos), lo cual presenta pocas alternativas para refugiar a los murciélagos y una disminución en la disponibilidad de alimento, principalmente para las especies frugívoras y nectarívoras. La poca presencia de cobertura arbórea también presenta otro inconveniente para el registro de los murciélagos: las redes de niebla quedan más expuestas al viento y a la ecolocalización por parte de los individuos. Se conjetura que la mayoría de las capturas en este hábitat, se debieron a individuos de “tránsito”, procedentes de otros sitios, y muy pocos individuos residentes.

En general, los bosques secundarios y los potreros fueron agrupados con los más bajos valores de diversidad, riqueza de especie y abundancias totales, lo que se debe a que los bosques secundarios del paisaje son, en general, muy jóvenes (15 a 20 años), y con un sotobosque aún muy denso, lo cual dificulta la movilización de los murciélagos. Posiblemente, éstos se estén moviendo en los niveles medios y altos del bosque, lo que disminuye la posibilidad de capturas. Igualmente, los potreros presentaron bajos valores, debido a la poca disponibilidad de alimento y de lugares de descanso que presentan.

Sin embargo, es importante mencionar que, aunque los bosques secundarios presentaron bajos índices de riqueza de especie y diversidad, también mostraron especies “raras” en su composición, por lo que se deduce que este hábitat es importante para la sobrevivencia de los individuos especialistas de áreas cerradas.

Por otro lado, los gremios alimenticios fueron similares en los diferentes hábitats, tanto en número de especies como individuos (excepto las especies frugívoras e individuos hematófagos). Esta similitud en los hábitats se refleja en la baja riqueza de especies que presentaron gremios tales como los carnívoros y nectarívoros (dos Spp. por gremio) y a la uniformidad de especies insectívoras capturadas en los diferentes hábitats. Sin embargo, la disimilitud encontrada en las especies frugívoras se deba quizás a la variabilidad en la disponibilidad de alimento y refugio que presentaron los diferentes hábitats, aunque las abundancias de este gremio fueron similares. Igualmente, la abundancia de la especie hematófaga difiere en los diferentes tipos de cobertura, lo cual podría estar relacionado con la ubicación de sus sitios de alimentación (corrales), que generalmente se ubican cerca de cuerpos de agua (los bosques riparios presentaron mayores abundancias de esta especie que el res-

to de los hábitats).

En cuanto a los gremios según el uso de hábitat, las diferentes coberturas arbóreas no presentaron diferencias en cuanto a la composición de especies de áreas abiertas y generalistas, debido a que estos grupos poseen hábitos alimenticios amplios, por lo que casi la totalidad de estas especies se encontraron presentes en todos los tipos de hábitats. Sin embargo, las especies de áreas cerradas fueron disímiles en los diferentes tipos de cobertura, debido a que son especialistas de hábitats boscosos y poseen hábitos alimenticios restringidos (Laval & Bernal, 2002).

Conclusiones

40

Se puede concluir que el paisaje fragmentado de Rivas se caracteriza por presentar una baja diversidad de murciélagos (dominancia de pocas especies y buena cantidad de especies raras). No obstante, se considera al bosque ripario, el bosque secundario y las cercas vivas como los hábitats que presentan las mejores condiciones para la conservación de los murciélagos en el paisaje (refugio, alimento y conectividad). En general, parece haber una relación entre la comunidad de murciélagos y el arreglo espacial y estructura de la vegetación.

Se aduce que en los diferentes hábitats, las comunidades de murciélagos difieren poco en composición, excepto por algunas especies raras capturadas en los hábitats con mayor cobertura vegetal, lo que demuestra que aún quedan en la zona especies propias de áreas cerradas; sin embargo, la acelerada deforestación en el paisaje podría disminuir aun más estas poblaciones.

Agradecimientos

Esta investigación ha sido posible gracias al financiamiento del Programa del Quinto Esquema de la Comunidad Europea "*Confirming the International Role of Community Research*", INCO-DEV (Contract ICA4-CT-2001-10099). El primer autor agradece al Sr. Octavio Saldaña por su ayuda en la identificación de algunos de los especímenes colectados y a todos los compañeros involucrados en el proyecto, sin cuya ayuda no hubiera sido posible (Universidad de Gales, Bangor; Universidad de Gottingen CATIE, UNA y NITLAPAN). Un agradecimiento especial a la Doctora Celia Harvey y al colega Jorge Montero por sus acertadas observaciones y recomendaciones. Pero, sobre todo, quiero agradecer a todos los comunitarios residentes en la zona de estudio, los cuales nos abrieron sus puertas con buena voluntad. A todos ellos mi gratitud.

Bibliografía

- BROSSET, A. *et al.* (1996). "Bat Communities and Deforestation in French Guiana". National Research Council Canada. *Canadian Journal of Zoology*. 74: (11) .
- EMMONS, L. (1999). *Mamíferos de los bosques húmedos de América Tropical*. Una guía de campo. Editorial F.A.N. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Primera edición en español.
- ESTRADA, A. *et al.* (1993). "Bat Species Richness and Abundance in Tropical Rain Forest Fragments and in Agricultural Habitats at Los Tuxtlas, Mexico". Nordic Ecological Society. OIKOS. Suecia. *Ecography* 16.
- FLEMING, T. *et al.* (1972). "Three Central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles, and Movement Patterns". Allen Press. Kansas. *Ecology* Vol. 53 No. 4.
- FLEMING, T. H. Y E. R. HEITHAUS. (1981). "Frugivorous Bats, Seed Shadows, and the Structure of the Tropical Forest". Association for Tropical Biology and Conservation, *Biotropica* 13: 45-53.
- GILLESPIE, T.W. *et al.* (2001). "Patterns of Vertebrate Species Richness and Conservation in Nicaragua". Natural Areas Association. *Natural Areas Journal* 21:159-167.
- HOLDRIDGE LESLIE R. (1987). *Ecología basada en zonas de vida*. IICA. San José.
- INSTITUTO NICARAGÜENSE DE ESTUDIOS TERRITORIALES (INETER). (2000). *Zonificación de la III y IV región*. Managua, En prensa.
- JANZEN, D. (1991). *Historia natural de Costa Rica*. San José, C.R.: Editorial de la Universidad de Costa Rica. 1 ed.
- KATTAN, G. (2002). *Fragmentación: patrones y mecanismos de extinción de especies*. In: Guariguata, M.; Kattan, G. (eds). México. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. LUR.
- LAVAL, R. & B. RODRÍGUEZ-H. (2002). *Murciélagos de Costa Rica* -Santo Domingo de Heredia, Instituto Nacional de Biodiversidad, INBIO 1ª ed.
- MARTINEZ-SANCHEZ, J.C. *et al.*, (2000). *Lista patrón de los mamíferos de Nicaragua*, Fundación Cocibolca. Managua, 1ª ed.

- MACALEECE, N. *et al* (2000). *BioDiversity profesional*. The Natural History Museum and The Scottish Association for Marine Science (en línea). Disponible en: <http://WWW.sams.ac.uk/dml/projects/bentic/bdpro/index.htm>
- MEDELLÍN, R. *et al*. (December 2000). “*Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests*”. Blackwell Publishing. *Conservation Biology*, Pages 1666-1675. Volume 14, No. 6.
- MEYRAT, A. (2001). *Estado de conservación de los ecosistemas de Nicaragua*. Estrategia Nacional de Biodiversidad. : Impresiones Helios S. A. Managua, agosto 2001. 1ª ed.
- MORENO, E. C. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. Edi. Cooperación Iberoamericana de Ciencias y Tecnología para el Desarrollo, Sociedad Entomológica Aragonesa. CYTED, ORCYT – UNESCO, CEEA. Hidalgo.
- MORTON, P. (1989). *Murciélagos tropicales americanos*. Publicado por: El Fondo Mundial para la Naturaleza, E.U.A & World Wildlife Fund.
- NOSS, R. F. (1990). “Indicator for Monitoring Biodiversity: a Hierarchical Approach”. Blackwell Publishing. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- REID, F. (1997). “A Field Guide To the Mammals of Central America & Southeast Mexico”. New York, Oxford. Oxford University Press.
- SAS. (1999). *The SAS Systems for Windows Versión 8*. Institute Inc. Cary, NC.
- SALAS, J. (1993). *Árboles de Nicaragua*. IRENA (Instituto Nicaragüense de Recursos Naturales y del Ambiente). Servicio Forestal Nacional. HISPAMER. Managua.
- TIMM, R. *et al*. (1999). “*Clave de campo para los murciélagos de Costa Rica*”. Departamento de Historia Natural del Museo Nacional de Costa Rica, San José, Costa Rica. *BRE-NESIA* 52: 1-32.

Anexos

Anexo 1. Listado de especies de murciélagos para el paisaje de Rivas (total individuos por especie y por hábitat)

ESPECIE	BS	BR	CH	CV	PAC	PBC	TOTALES X SP.
<i>Artibeus intermedius</i>	10	26	16	20	8	13	93
<i>Artibeus jamaicensis</i>	111	299	98	189	132	100	929
<i>Artibeus lituratus</i>	42	69	35	41	56	53	296
<i>Artibeus phaeotis</i>	2	11	9	13	3	2	40
<i>Artibeus watsoni</i>	2	8	6	2	9	4	31
<i>Carollia perspicillata</i>	34	135	28	42	13	3	255
<i>Carollia subrufa</i>	15	19	6	12	5	2	59
<i>Chiroderma villosum</i>					1		1
<i>Crotopterus auritus</i>		1					1
<i>Desmodus rotundus</i>	6	38	12	21	13	6	96
<i>Glossophaga commissarisi</i>		3	8	4	3	1	19
<i>Glossophaga soricina</i>	41	101	27	40	20	22	251
<i>Micronycteris hirsuta</i>		1					1
<i>Myotis nigricans</i>				1			1
<i>Natalus stramineus</i>	1						1
<i>Phyllostomus discolor</i>	2	9	18	2	20	4	55
<i>Phyllostomus hastatus</i>		1		3	1		5
<i>Platyrrhinus helleri</i>		2		1			3
<i>Rhogeessa tumida</i>	2		1			1	4
<i>Saccopteryx bilineata</i>		3		1			4
<i>Saccopteryx leptura</i>				1			1
<i>Sturnira lilium</i>	20	41	18	44	11	8	142
<i>Tonatia brasiliensis</i>	2	1					3
<i>Uroderma bilobatum</i>		2	1	3	1	1	8
TOTALES X HABITAT =	290	770	283	440	296	220	2299